Revue suisse Zool.	Tome 89	Fasc. 4	p. 957-965	Genève, décembre 1982

Etude *in vivo* de la nature des relations hôte-parasite dans le complexe Amphibien-Polystome (Monogenea) [1]

par

Danièle MURITH *

Avec 6 figures

Abstract

In vivo-studies on the nature of host-parasite relationships in the amphibian-polystome (Monogenea)- complex. — Some Polystomes (Monogenea), parasites of anuran amphibians, present two reproductive modalities: a rapid life cycle on the gill of the tadpole and a delayed one in the urinary bladder of the adult host. It was observed that the parasitic reproductive modality depends on the age of the contaminated tadpole (Gallien 1935), and more precisely wether it is in pre-, or already in pro-metamorphosis (Murith 1981). The present work aims to define the nature of the ontogenic transformation which induces parasite adaptation. The test consists in observing Polystome growth on normal and neotenic tadpoles, maintained in neoteny by chemical treatment. The results show that the worm considers both tadpoles as identical hosts, which allows one to suppose that the parasitic reproductive strategy depends on the biochemical and not on the morphological or metabolic aspects of the amphibian. Comparison with the biochemical changes of the tadpole during metamorphosis defines the field of further research on this peculiar host-parasite relationship.

---

[1] Travail exécuté avec l'aide financière du Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique (section de Neuchâtel).

Conférence présentée à l'assemblée annuelle de la SSZ à Neuchâtel, le 12-13 mars 1982.

* Laboratoire de Biologie Animale de l'Université, F-66025 Perpignan Cedex (France) et Institut de Zoologie de l'Université, CH-2000 Neuchâtel (Suisse); adresse: Institut de Zoologie, rue Chantemerle 22, CH-2000 Neuchâtel 7, Suisse.

INTRODUCTION

Les Polystomes (Polystomatidae) parasites de la vessie des Amphibiens anoures font partie des rares Monogènes de Vertébrés terrestres. Les mœurs amphibies des hôtes contraignent un nombre représentatif de Polystomes à recourir à deux modes de reproduction pour assurer le maintien et la diffusion de la parasitose: « un cycle aqua-

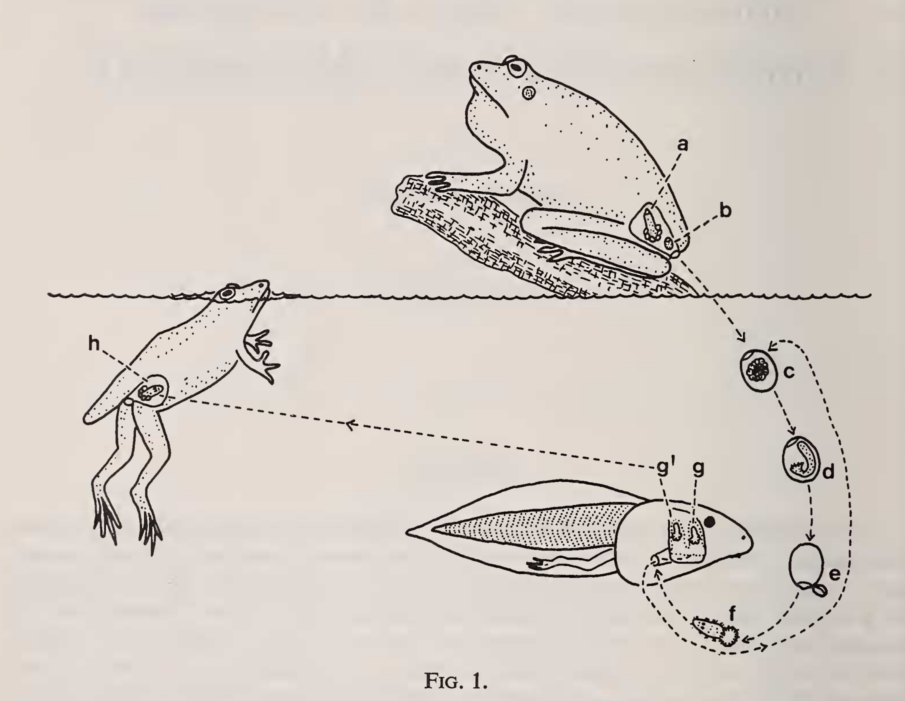


Fig. 1.

Cycle évolutif d'un Polystome: a) adulte vésical; b) à e) embryogenèse; f) oncomiracidium; g) forme mature sur la branchie (néoténique); g') larve à croissance lente destinée à migrer dans la vessie à la métamorphose de l'hôte; h) jeune Polystome vésical.

tique rapide sur la branchie du têtard et un cycle amphibie différé dans la vessie de l'hôte adulte » (fig. 1). Les larves des deux provenances possèdent la « dualité de développement » et leur option de croissance vers l'une ou l'autre forme reproductive dépend uniquement de *l'âge* du têtard contaminé (Gallien 1935, Combes 1968).

En complément de ces informations tirées des travaux sur les Polystomes européens, on observe chez les espèces tropicales une coïncidence entre « l'entrée du têtard en prométamorphose » et le fait que la larve renonce à élaborer un cycle branchial et opte pour une maturation tardive dans la vessie (Murith 1981).

L'idée de l'existence d'une relation directe entre l'ontogénie du têtard et le comportement parasitaire surgit, hypothèse qu'un autre phénomène particulier de la bio-

logie des Polystomes vient étayer. On admet sur la foi de nombreuses observations que le complexe Amphibien-Polystome obéit à une loi de stricte spécificité. Toutefois, des exceptions spectaculaires apparaissent dans le cas d'infestations de têtards juvéniles. Le phénomène surprend par le fait que des têtards susceptibles d'héberger les cycles aquatiques de plusieurs espèces de Polystomes pendant la prémétamorphose deviennent inaptes à jouer ce rôle « d'hôte-suppléant » après leur entrée en prométamorphose (Murith 1979).

Cette double incidence de la prométamorphose de l'Amphibien sur le comportement parasitaire laisse entrevoir la possibilité d'une relation de nature intime entre les deux partenaires du complexe.

Le but de ce travail est de chercher à définir la nature exacte de cette relation, qui pourrait être d'ordre « physique, métabolique ou biochimique ». Nous abordons le problème par le biais d'infestations parallèles de têtards normaux et de têtards bloqués en néoténie par traitement chimique. La comparaison du développement des parasites sur les deux types d'hôtes devrait nous renseigner sur l'influence respective des aspects physique, métabolique et biochimique du Vertébré sur la biologie du Monogène.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Deux Ranidae africains, *Hylarana* sp. *(albolabris* (Hallowell) *auct.)* et *Ptychadena longirostris* (Peters), récoltés en basse Côte-d'Ivoire lors d'une mission au Centre suisse de Recherches scientifiques en février 1980, servent de matériel expérimental pour tester la possibilité de produire des têtards néoténiques chez des Amphibiens porteurs de Polystomes. Les cycles biologiques des Polystomes spécifiques de ces deux hôtes, *Polystoma perreti* Maeder, 1973 et *Metapolystoma cachani* (Gallien, 1957) ont fait l'objet d'une étude détaillée dans cette même zone de capture (Murith 1981).

Les pontes d'*Hylarana* sp. et de *Ptychadena longirostris* obtenues et gardées sous contrôle au laboratoire de Perpignan sont divisées en deux lots égaux 10 jours après l'éclosion. Un lot est gardé en eau claire (têtards t), un lot est bloqué en néoténie par adjonction de 1 g/litre de perchlorate de soude à l'eau d'élevage (têtards b). Les autres paramètres, tels que l'éclairage, la nutrition, la température et l'oxygénation, restent identiques. On sait grâce aux récentes recherches sur les différents aspects de l'ontogénie des *Xenopus* (Pipidae) que le perchlorate de soude possède l'intéressante propriété de bloquer l'expression morphologique de la métamorphose des Amphibiens sans en inhiber le déroulement biochimique interne (du Pasquier & Chardonnens 1975).

La concentration adéquate à utiliser et la constance de l'effet de l'agent chimique sur nos Amphibiens africains ont été testées sur une centaine de têtards de chacune des espèces. Les effets du traitement sur la croissance physique des têtards sont notés par un relevé périodique des tailles dans les élevages parallèles. Après 180 jours de croissance, l'efficacité du traitement apparaît évidente, tant chez *Hylarana* sp. que chez *P. longirostris*. Dans les deux exemples, tous les têtards soumis au perchlorate montrent une croissance continue, tandis que leurs jumeaux témoins subissent les transformations morphologiques de la métamorphose (fig. 2,3 et 6).

La production « à volonté » de têtards néoténiques étant assurée, l'expérience helminthologique proprement dite peut s'entreprendre. Le test imaginé consiste à infester simultanément des têtards bloqués en néoténie et leurs jumeaux témoins et à comparer la réponse parasitaire. Le modèle utilisé dans ces essais est celui du complexe *P. longirostris*-*M. cachani*.

mm
80
70
60
50
40
30
20
10
b
+
10 20 30 40 50 60 70 80 180 jrs

Fig. 2.

Développement d'*Hylarana* sp. en eau claire et en eau traitée au perchlorate de soude.
Courbe t = croissance des individus témoins;
courbe b = croissance des individus soumis à l'agent chimique;
mensurations en mm et figuration des stades ontogéniques correspondants.

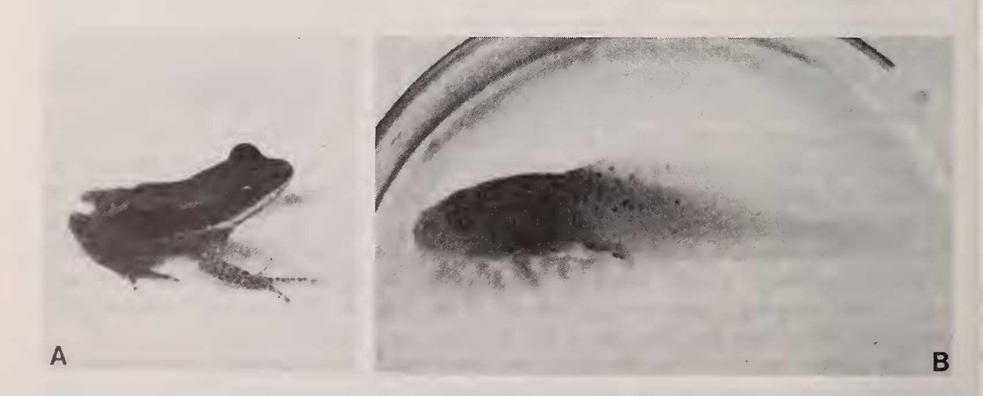


Fig. 3.

Illustration de l'effet du traitement au perchlorate sur les têtards d'*Hylarana* sp.
Deux individus âgés de 180 j.; a) individu témoin; b) individu bloqué en néoténie.

La procédure d'expérimentation est la suivante: au 15[e] jour après l'éclosion, 10 têtards de *P. longirostris* soumis au perchlorate de soude et 10 têtards jumeaux témoins sont retirés des élevages. Chaque têtard est isolé en cristallisoir et mis en présence d'une larve infestante de *M. cachani*. La bonne pénétration de la larve dans le spiracle de l'hôte est contrôlée par observation directe sous binoculaire. L'opération se

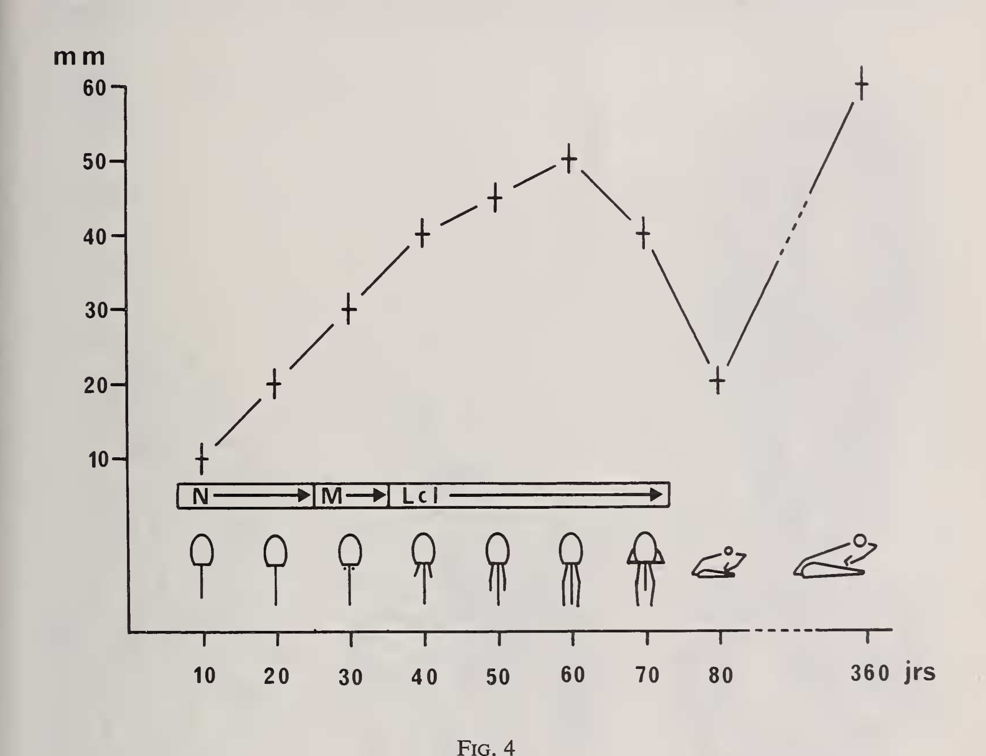


FIG. 4

Le cycle biologique de *Metapolystoma cachani*
comparé au développement ontogénique de l'hôte, *Ptychadena longirostris*.
N = forme néoténique, M = forme métanéoténique et Lc1 = larve à croissance lente.

répète dans les mêmes conditions sur des lots tirés des élevages au 25[e] et au 40[e] jour après l'éclosion. Les travaux antérieurs sur le cycle de *M. cachani* ont en effet montré qu'un têtard de *P. longirostris* en prémétamorphose (15[e] j.) permet la croissance d'un Ver à option néoténique (N), un têtard en prométamorphose (25[e] j.) un Ver à option méta-néoténique (M) et un têtard en fin de métamorphose (40[e] j.) un Ver à option vésicale (Lc1), (fig. 4).

La dissection pour la récupération des parasites et leur comparaison s'effectue au plus tôt une vingtaine de jours après l'infestation. A ce stade, la morphologie du Ver transcrit sans conteste son option de développement (fig. 5). L'examen des parasites se fait sous microscope optique après montage entre lame et lamelle ou sous microscope au contraste de phase après écrasement du Ver entre lame et lamelle dans une goutte

de gomme au chloral de Faure. Cette technique permet la différenciation des stades parasitaires en fonction de l'armature du hapteur, par la présence ou l'absence d'ébauche des hamuli (pièces sclérifiées caractéristiques des formes à option vésicale).

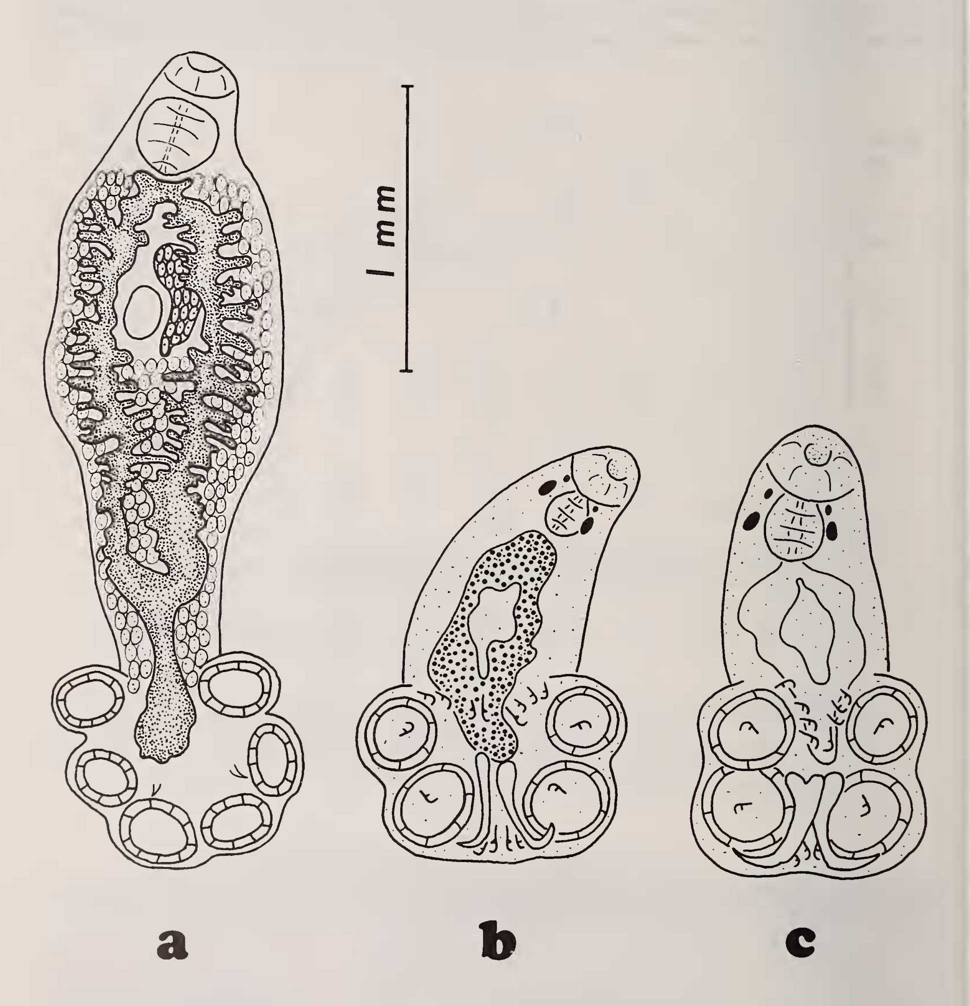


Fig. 5.

Morphologie comparée des trois formes évolutives de *M. cachani* après 20 jours de croissance; a) forme néoténique. b) forme méta-néoténique. c) larve à croissance lente.

RÉSULTATS

La représentation graphique de l'expérience et de ses résultats illustre de façon évidente quelle fut la réponse parasitaire au blocage néoténique des hôtes (fig. 6).

La bonne tenue de nos élevages se remarque tout d'abord par le fait que la croissance des têtards de *P. longirostris* servant de témoins dans nos essais correspond exac-

tement à celle relevée dans les travaux précédents. La courbe t de la figure 6 se calque sur celle de la figure 4. La courbe b de la figure 6 donne la croissance des têtards bloqués, mesurée dans les élevages soumis au perchlorate de soude.

Les dissections pour le prélèvement des parasites révèlent un taux de réussite à l'infestation qui oscille entre 20 et 50 %. Ces chiffres correspondent également à ceux obtenus dans les essais précédents (MURITH 1981). Il faut relever encore que les taux restent les mêmes dans les deux types d'élevages, témoins et bloqués.

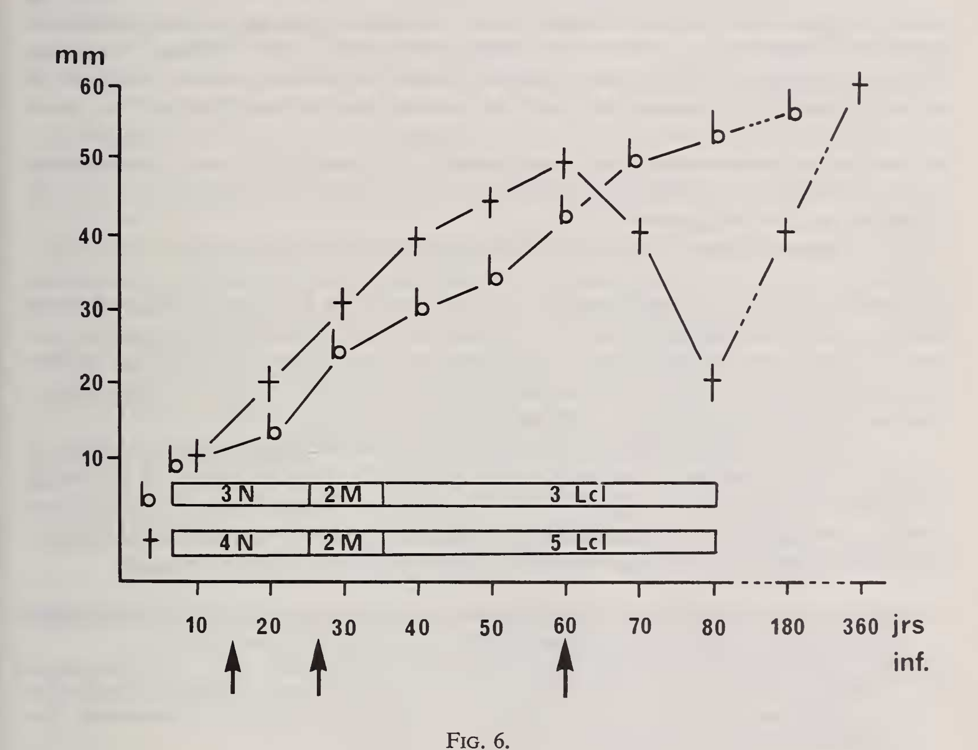


FIG. 6.

Développement des têtards de *P. longirostris* témoins et bloqués et comparaison de la réponse parasitaire de *M. cachani*. Courbe t = croissance des têtards témoins; courbe b = croissance des têtards bloqués en néoténie. Formes parasitaires retrouvées 20 jours après les infestations: N = forme néoténique, M = forme métanéoténique et Lcl = larve à croissance lente. Les flèches indiquent les trois interventions expérimentales, faites sur 10 têtards de chaque type.

Enfin, la comparaison de la morphologie des Vers retrouvés sur les hôtes bloqués et témoins montre que les parasites à option néoténique (N), méta-néoténique (M) et à croissance lente (Lcl) apparaissent simultanément dans les lots des deux types. Autrement dit, les Polystomes introduits réagissent de façon analogue au vieillissement des hôtes, qu'ils soient bloqués ou témoins.

L'identité de la réponse parasitaire dans les deux types d'élevages nous permet de conclure que le perchlorate de soude, bien qu'agissant comme un inhibiteur puissant de la métamorphose physique des Amphibiens, ne perturbe pas l'option de développement des Monogènes.

DISCUSSION

Les résultats obtenus dans ce travail montrent que la persistance de l'aspect têtard chez un hôte subissant les transformations biochimiques internes de la métamorphose ne constitue pas un leurre pour le Monogène branchial.

La présence de parasites à option terrestre sur des têtards condamnés à rester aquatiques jusqu'à maturité (ils deviennent des néoténiques vrais) et qui vont garder des branchies fonctionnelles et un même régime alimentaire, tend à écarter l'hypothèse d'une information d'ordre physique (épaississement de la branchie en rétraction) ou métabolique (appauvrissement du sang par malnutrition du têtard pendant sa période perturbée de métamorphose) pour le développement concordant du Polystome. Ces hypothèses se fondent sur le fait que le Monogène, hématophage, est fortement tributaire de la qualité de son substrat branchial et de la composition du sang de l'hôte pour réussir son cycle biologique.

Par contre, puisque l'on sait que les transformations des structures biochimiques internes inhérentes à la métamorphose s'effectuent sous le couvert du perchlorate, l'apparition des Vers à option vésicale au moment de la prométamorphose de l'hôte tend à étayer l'idée de départ de notre recherche, à savoir que dans les exemples africains le synchronisme des cycles évolutifs des deux partenaires du complexe Amphibien-Polystome serait réglé par une relation de nature intime entre l'état biochimique interne du têtard et l'option de développement du Monogène.

Cet apport complète utilement les conclusions des premières enquêtes s'attaquant au problème de l'influence potentielle de la biochimie de l'Amphibien sur la biologie du parasite. Les auteurs, intrigués par le synchronisme parfait des périodes de ponte des deux protagonistes adultes, se sont attachés à rechercher l'existence d'une influence directe du système hormonal de l'hôte sur la maturation du Polystome vésical:

— Stunkard (1959) traite un Amphibien femelle sub-adulte aux extraits de glande pituitaire et obtient la maturation précoce de l'hôte et du parasite;

— Gorshkov (1964), par contre, ne parvient pas à provoquer une ponte décalée chez les Polystomes vésicaux par inoculation de gonadotropine et de concentrés hormonaux chez des Amphibiens sexuellement au repos.

On voit que les connaissances en ce domaine, loin d'être satisfaisantes, restent fragmentaires et contradictoires. L'apport de nos résultats est de concrétiser l'idée d'un impact direct du statut biochimique de l'hôte sur le comportement parasitaire. Il reste à définir quel facteur biochimique en transformation chez l'hôte en métamorphose sert effectivement «*d'indicateur d'évolution*» pour le Polystome branchial. Au vu des récentes données sur le développement biochimique de l'Amphibien durant son ontogénie, l'angle d'investigation des recherches sur cet aspect particulier des relations hôte-parasite se limite aux trois structures biochimiques connues pour subir de profonds remaniements au moment précis de la prométamorphose, moment où le Polystome change d'option de développement, à savoir: *le système hormonal sous influence thyroïdienne* (Regard 1978), *le système protéinique sanguin* (Jurd *et al.* 1970) et *le système immunitaire thymo-dépendant* (Du Pasquier & Weiss 1973; Du Pasquier & Chardonnens 1975; Du Pasquier & Wabl 1977).

Quel que soit le signal suivi par le Polystome branchial, on peut d'ores et déjà relever l'extraordinaire effort d'adaptation réalisé par les Monogènes d'Amphibiens

anoures qui, à l'origine ectoparasites de Vertébrés aquatiques, réussissent leur émergence en milieu terrestre grâce à une reconnaissance appropriée des changements de structures biochimiques internes chez l'hôte juvénile.

BIBLIOGRAPHIE

COMBES, C. 1968. Biologie, écologie des cycles et biogéographie de Digènes et Monogènes d'Amphibiens dans l'Est des Pyrénées. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 51: 1-195.

DU PASQUIER, L. and X. CHARDONNENS 1975. Genetic Aspects of the Tolerance to Allografts Induced at Metamorphosis in the Toad *Xenopus laevis. Immunogenetics* 2: 431-440.

DU PASQUIER, L. and M. R. WABL 1977. The ontogenesis of Lymphocyte Diversity in Anuran Amphibians. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biology* 41: 771-779.

DU PASQUIER, L. and N. WEISS 1973. The thymus during the ontogeny of the toad *Xenopus laevis*: growth, membrane-bound immunoglobulins and mixed lymphocyte reaction. *Eur. J. Immunol.* 3, 12: 773-777.

GALLIEN, L. 1935. Recherches expérimentales sur le dimorphisme évolutif et la biologie de *Polystomum integerrimum* Fröhl. *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, 12, 1: 1-181.

GORSHKOV, P.V. 1964. Independance of ontogenesis and annual sexual cycle of *Polystoma* from its host *Rana temporaria* L. *Akad. Nauk. USSR, Zool.* 13, 2: 271-274.

JURD, R. D. and N. MACLEAN 1970. An immunofluorescent study of the haemoglobins in metamorphosing *Xenopus laevis. J. Embryol. exp. Morph.* 23, 2: 299-309.

MURITH, D. 1979. Identité des larves de Polystomes *(Monogenea)* parasites du têtard de *Dicroglossus occipitalis* (Günther) en Côte d'Ivoire. *Z. Parasitenkd.* 59: 187-194.

— 1981. Contribution à l'étude de la Biologie du Développement des Polystomes *(Monogenea)*, parasites d'Amphibiens Anoures de basse Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 104: 1-33.

REGARD, E. 1978. Cytophysiology of the Amphibian thyroid gland through larval development and metamorphosis. *Int. Rev. Cytology* 52: 81-118.

STUNKARD, H. W. 1959. Induced gametogenesis in a Monogenetic Trematode, *Polystoma stellai* Vigueras, 1955. *J. Parasitol.* 45, 4: 389-394.
